Ursavus ehrenbergi aus dem Pont von Euböa (Griechenland)

Von Erich Thenius, Wien

Mit 4 Textabbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung vom 20. März 1947)

Einleitung.

Im Jahre 1941 machte J. Brunner in einer vorläufigen Mitteilung erstmalig das Schnauzenfragment eines zweifellos zu den Ursiden gehörenden Carnivoren aus unterpliozänen Schichten Griechenlands bekannt. Der Rest stammt aus der paläontologischen Sammlung der Universität Athen und befindet sich derzeit als Leihgabe im Paläontologischen und Paläobiologischen Institut der Universität Wien.

Der eigentliche Fundort ist, wie Brunner (1941) erwähnt, das Tal des Almyropotamus auf Euböa, wo bereits vor einer Reihe von Jahren durch das Geologisch-Paläontologische Institut der Universität Athen Grabungen durchgeführt worden waren. Nach dem Erhaltungszustand zu schließen, stammt der Rest aus roten Tonen, wie sie in entsprechender Weise vom locus classicus, aus Pikermi, und gleichaltrigen Fundstellen in Euböa zur Genüge bekannt sind. Brunner, dem neben andern Merkmalen das außerordentlich flachhöckrige Backenzahngebiß auffiel, kam zu dem Ergebnis, daß der Rest weder zu *Hyaenarctos* noch zu *Indarctos* zu stellen ist, sondern nach der Ausbildung des Gebisses zweifellos zu *Ursus* gehört, „wenn man diese Gattung nicht zu eng faßt“ (1941, p. 26). Weiters werden Anklänge an *Ursus (Helarctos) malayanus* und an *U. böckhi* festgestellt. Abschließend belegt ihn der Verf. mit dem Namen *Ursus ehrenbergi*, da er keiner bisher bekannten Art einzureihen ist[1].

Da J. Brunner inzwischen verstorben ist, fällt mir, dank

[1] Da dieser Abhandlung jedoch keine Abbildung beigegeben ist, sondern eine solche erst in einer im folgenden Jahr veröffentlichten Notiz (1942) gegeben wurde, datiert die neue Art erst ab 1942.

der freundlichen Überlassung dieses interessanten Stückes zur Bearbeitung durch meinen verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. Ehrenberg, sowie Herrn Prof. Dr. K. Leuchs, die Aufgabe zu, eine ausführliche Beschreibung und einen Vergleich mit rezenten und fossilen Formen durchzuführen, zugleich aber die systematische und phylogenetische Stellung dieser Form innerhalb der Ursiden zu klären und im Zusammenhang damit zu prüfen, ob es sich tatsächlich um einen echten und damit ältesten[2] Vertreter der Gattung Ursus handelt.

Beschreibung des Restes.

Der mir vorliegende Rest umfaßt im wesentlichen den Fazialschädel samt Oberkiefergebiß (beiderseits P^1—M^2) und den dazwischenliegenden Teil des Gaumens. Die vorderste Partie mit den Schneidezähnen ist nur so weit weggebrochen, daß die Umrandung der Apertura nasalis externis bis auf eine etwa 5—10 mm breite mediane Stelle vollständig ist. Von den Schädelknochen sind vorhanden:

1. beide Nasalia in ihrem distalen Teil,
2. beide Praemaxillaria bis auf den Alveolarteil und die proximalste Partie,
3. beide Maxillaria, linkerseits bis knapp vor den Beginn der Orbita und dem ventralen Teil des Jochbogenansatzes, rechts in Teilen über dem Backenzahngebiß samt Jochbogenansatz und dem den kaudalen Abschluß über dem M^2 bildenden Teil. Die Wurzel des linken Canin ist dadurch fast vollständig freigelegt. Der Pars palatinalis der Maxillaria ist, abgesehen von geringfügigen Beschädigungen, in seiner Umgrenzung vollständig erhalten.
4. der vordere Abschnitt der Palatina, welcher die Foramina palatina posteriores trägt, wodurch die Gaumenpartie, im gesamten betrachtet, ungefähr bis zu der die bei den Caninen verbindenden Linie erhalten ist.

Die in der Nasenhöhle liegenden Knochen sind, wie eine vorsichtige Entfernung des Sedimentes im vordersten Drittel der Nasenhöhle ergab, nicht mehr erhalten, weshalb auf eine weitere Präparation dieser Teile verzichtet wurde.

Das Gebiß umfaßt beide Caninen in Form der Wurzeln. Von den Prämolaren (die ich von vorne nach hinten zähle) sind links-

[2] Die bisher ältesten Ursusarten sind *Ursus ruscinensis* Dep. und *U. pyrenaicus* Dep. (= *U. böckhi* Schl.), beide aus dem M.-Pliozän von Roussillon. Die bisher aus älteren Schichten stammenden Formen gehören durchwegs zu *Indarctos*, beziehungsweise *Ursavus* und *Hyaenarctos*.

seitig der P^1, P^2 und P^4 vollständig erhalten, vom P^3 nur die vordere Wurzel. Rechts sind P^1, P^2 und P^3 nur durch die Wurzelstümpfe vertreten. P^4 dext. ist wie M^1 und M^2 beider Kieferhälften, abgesehen von geringfügigen Schmelzbeschädigungen, zur Gänze erhalten.

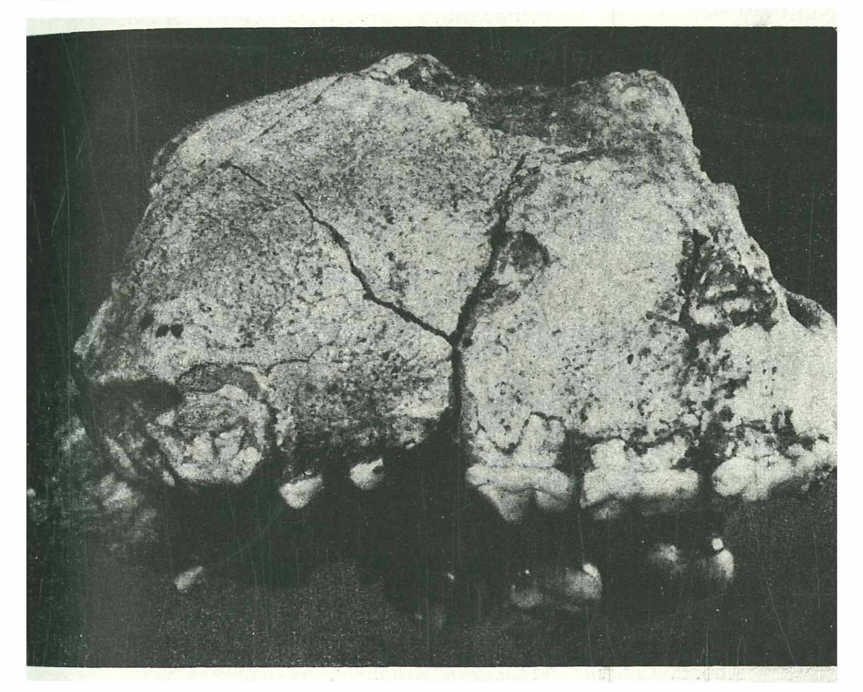


Abb. 1. *Ursavus ehrenbergi* (Brunner). Schädelfragment in seitlicher Ansicht. 1/1 nat. Gr. Holotypus. Original derzeit im Paläontologischen und Paläobiologischen Institut der Universität Wien.

Der Erhaltungszustand ist, wenngleich die einzelnen Knochen Beschädigungen aufweisen, insofern als guter zu betrachten, als der in einem Stück überlieferte Rest fast keinerlei Verdrückung — abgesehen von einer schwachen Verschiebung beider Kieferhälften zueinander — aufweist, was bekanntlich bei Fossilien aus Pikermi die Regel ist. Neben einer Zahl von winzigen Rissen durchsetzen drei große Sprünge das Schädelfragment, wie aus der Abbildung ersichtlich ist (s. Abb. 1).

Neben den durch mechanische Beanspruchung entstandenen Sprüngen lassen sich die einzelnen Knochennähte in zum Teil recht

verschiedenem Ausmaß erkennen. Am deutlichsten sind Internasalnaht sowie die lateral von dieser liegenden Naso-Intermaxillarnähte. Allerdings läßt sich letztere auf der rechten Seite nicht vollständig gegen das Frontale zu verfolgen, da etwa 10 mm vor dem Bruchrand Nasale und Intermaxillare verschmelzen. Von einer Naht zwischen den Intermaxillaria und den beiden Maxillaria ist fast nichts mehr erkennbar. Die in der Gaumenmediane gelegene Sutur, die in ihrem vorderen Teil durch die Maxillaria, hinten durch die Palatina gebildet wird, läßt sich in ihrem Verlauf noch feststellen, ebenso wie die Maxillo-Palatinalnaht, die von der Gaumenmitte schräg nach labial verläuft. Von einer Grenze

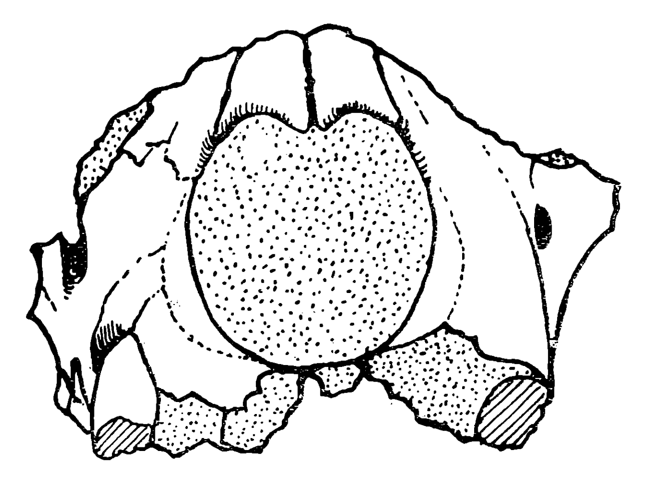


Abb. 2. *Ursavus ehrenbergi* (Brunner). Ansicht von vorne. Etwa $^{5}/_{6}$ nat. Größe.

zwischen Intermaxillare und Maxillare ist auch am Gaumen nichts mehr zu konstatieren. Dieser frühe Nahtverschluß dürfte wohl in Beziehung mit dem Vordergebiß stehen.

Der Verschmelzungsgrad der einzelnen Nahtverbindungen gibt uns im Zusammenhang mit der Abkauung der Zähne ein wertvolles Mittel zur Beurteilung des individuellen Alters der vorliegenden Form.

Unser Befund hinsichtlich der Kiefernähte stimmt weitgehend mit den von E. Hauck (1934) für den Hund festgestellten Daten überein. Bei diesem klaffen beide Nasalia selbst bei alten Individuen in ihrer gesamten Länge und lassen sich am präparierten Schädel oft verhältnismäßig leicht entfernen. Die mediane Gaumen-

naht bleibt etwas länger offen als die Maxillo-Palatinalnaht des Gaumens. Ferner verstreicht auch beim Hund in analoger Weise die Maxillo-Intermaxillarnaht sehr früh. Nach E. Hauck ist sie beim Hund im 3. Lebensjahr noch sichtbar.

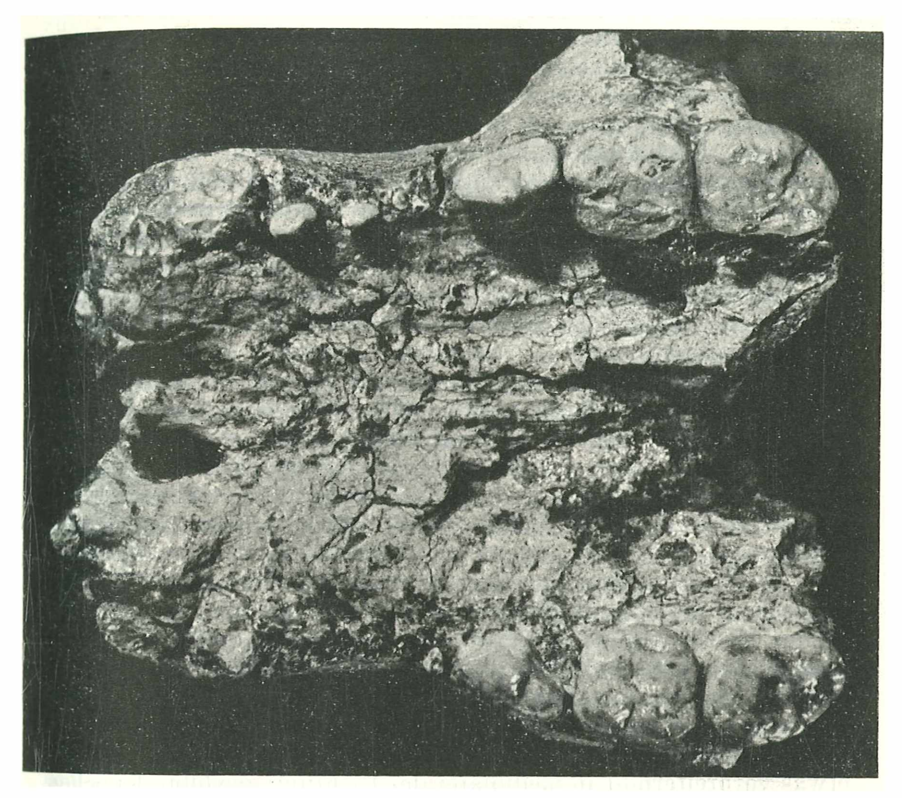


Abb. 3. *Ursavus ehrenbergi* (Brunner). Schädelfragment von unten. $^1/_1$ nat. Gr.

Diesen Angaben nach zu schließen, stammt der fossile Rest wohl von einem älteren, aber noch nicht als adult zu bezeichnenden Individuum, was bereits J. Brunner an Hand der geringen Abkauung annahm.

Die Abkauung erstreckt sich, soweit an den vorhandenen Zähnen ersichtlich ist, vor allem auf die Backenzähne. Der P^4 weist ganz geringe, linkerseits etwas stärkere Usur des Protocons und des Innenhöckers auf. Vom M^1 sind die an sich niedrigen Spitzen

beider Außenhöcker ziemlich abgeschliffen, links die hintere stärker als die vordere, rechts beide gleich stark, nur kommt eine sicher nicht durch Abkauung entstandene Schmelzbeschädigung hinzu, die sich streifenartig vom hinteren Innenrand des Vorderhöckers bis zum Kaudalrand des M^1 zieht.

Innen, wo sich an Stelle von Höckern eine S-förmig geschwungene Schmelzleiste entwickelt hat, fehlt beim linken M^1 der Schmelz weitgehend, so daß das Dentin bloßgelegt ist. Da diese Abnützung jedoch nur am linken Zahn vorhanden ist, rechts die erwähnte „Höckerleiste", wie ich sie nennen will, nur schwache Usuren aufweist, darf wohl angenommen werden, daß es sich hier nicht um Abkauung, sondern um eine anderwärts entstandene mechanische Beschädigung des betreffenden Zahnes handelt.

Vom M^2 weist nur das Paracon beiderseits eine geringe Usur auf. Der übrige Zahnteil zeigt keinerlei Abkauung[3]. Die Flachheit der Molaren beruht also nicht auf Abkauung, sondern ist morphologisch bedingt.

Diese Art der Abkauung scheint weitgehend mit jener bei den echten Bären in der Regel ausgebildeten übereinzustimmen. Allzuviel Gewicht ist dieser Übereinstimmung jedoch nicht beizulegen, da erstens die Reihenfolge und damit Intensität der Abkauung durch den Zahnwechsel bedingt ist, ferner aber oft wesentliche Unterschiede zwischen beiden Kieferhälften eines Individuums auftreten.

Beschreibung der Knochen: Die Oberfläche der Knochen zeigt, abgesehen von der rötlichen Färbung, durch die noch in Spuren an der Oberfläche und in Vertiefungen vorhandenen Tonreste, eine glatte bis stellenweise grubig-narbige Skulptur, die einzelnen Partien eine gewisse Rauhigkeit verleiht, wie sie auch sonst an Bärenschädeln gelegentlich anzutreffen ist.

Die beiden Nasalia bilden zwei längliche, sich nach vorne zu etwas verbreiternde, in mediolateraler Richtung gewölbte Knochen. Sie sind an ihrem vorderen (distalen) Ende im mittleren Teil etwas ausgeschnitten, so daß sie median in einer Spitze in die äußere Nasenöffnung hineinreichen. Ungefähr in der Mitte beider Knochen tritt ein auch bei rezenten Bären in der Regel vorhandenes (*Ursus arctos*, *Thalarctos maritimus*, *Helarctos* u. a.) Foramen auf.

Die Intermaxillaria, die mit den Maxillaria bereits verwachsen sind, bilden die laterale Begrenzung der Apertura nasalis externis und lassen sich proximal bis zum Bruchrand verfolgen. Ob ein

[3] Die an beiden M^2 auftretenden Schmelzbeschädigungen an der vorderen Innenseite stehen gleichfalls nicht im Zusammenhang mit der Abkauung.

Kontakt mit dem Processus nasalis ossis frontalis bestanden hat, ist nicht mehr feststellbar. In der Mitte des die äußere Nasenöffnung begrenzenden Teiles läßt sich eine schwache Anschwellung, die randlich auch noch auf die Maxillaria übergreift, wahrnehmen.

Die Maxillaria, die den größten Anteil an dem Rest ausmachen, sind in ihrem vorderen Abschnitt, der sich um die Caninenwurzel legt, etwas aufgetrieben, während sie in der Gegend der Prämolaren eingedellt sind, um an der Ansatzstelle des Jochbogens wieder nach außen auszuladen. Das Foramen infraorbitale liegt über dem vorderen Rand der Hinterwurzel des P^4, ist relativ klein und weicht durch den ovalen Umriß von dem schlitzförmigen bei *Ursus arctos* wohl ab, erreicht aber nicht die Größe wie bei *Helarctos*. Rechterseits konnte über dem abgebrochenen Jochbogen der gesamte Canalis infraorbitalis freigelegt werden. Er durchzieht mit schwacher, nach oben konvexer Krümmung das Maxillare und mündet über dem M^2. Der vorhandene Jochbogenrest genügt, um die Ansatzstelle desselben abschätzen zu können. Sie reicht von der Mitte des P^4 bis zur Mitte des M^2. Der Jochbogen selbst dürfte ziemlich ausladend gewesen sein.

Oberhalb von P^4 und M^1 sind beide Oberkieferknochen beschädigt, so daß der Wurzelverlauf beider Zähne sichtbar wird.

Die äußere Nasenöffnung, die in ihrem dorsalen Teil durch die Nasalia, lateral durch die Intermaxillaria begrenzt wird, besitzt durch die ventrale Ausweitung eine annähernd birnförmige Gestalt. Die Umrandung ist bis auf die Ventralseite vollständig.

Im Profil gesehen, bildet der Schnauzenabschluß etwa einen Winkel von 20 Grad mit der Senkrechten (s. Abb. 1).

Bereits bei flüchtiger Betrachtung fällt die Breite des Gaumens sowie die Gedrungenheit der gesamten Schnauze auf. Diese steht wiederum im Zusammenhang mit der Backenzahnreihe, die noch nicht so stark verlängert ist wie bei den heutigen Ursiden. Daß diese Kieferkürze ursprünglich, also primär vorhanden, und nicht etwa in einer Verkürzung des Diastems zu suchen ist, geht aus dem Abstand zwischen P^4 und Canin hervor.

Der Gaumen, der durch die Intermaxillaria, Maxillaria und Palatina gebildet wird, ist soweit erhalten, glatt und weist keinerlei Runzeln auf. Die schon erwähnte Maxillo-Palatinalnaht beginnt auf der Höhe der Innenwurzel des P^4 und zieht in schräger Richtung vielfach gewunden zum Hypocon des M^1, um dort, etwa 6 mm vom Zahninnenrand entfernt, in seichtem Bogen nach kaudal umzubiegen und in schwach konvergierender Richtung zum Lingularrand der Molaren weiter zu verlaufen. Maxillaria und Palatina sind im vorderen Teil stärker verzahnt als hinten.

Aus den Bruchrändern läßt sich ersehen, daß die Gaumenbeine eine wechselnde Dicke von 2 bis 3,5 mm aufweisen. Die Foramina incisiva, welche erst durch sorgfältige Präparation freigelegt werden konnten, sind beiderseits zur Gänze erhalten und besitzen eine tropfenförmige Gestalt, mit dem spitzen Ende nach vorne. Sie liegen zwischen den Wurzeln der Eckzähne. Durch postmortale Verquetschung kommt das linke Foramen weiter vorne zu liegen. Kaudal laufen beide in zwei seichte, parallel verlaufende Furchen aus und schließen einen Wulst zwischen sich ein, auf welchem die mediane Gaumennaht gelegen ist.

Die Foramina palatina posteriores des Palatinums befinden sich genau median der Vorderwurzel des M^2. Ihre annähernd kreisförmige Öffnung erreicht einen Durchmesser von 2,5 bis 3 mm. Von ihrem Vorderrand verlaufen breite, sich langsam verflachende Furchen in schwach konvergierender Richtung gegen die For. incisiva.

Als Gesamtes betrachtet, läßt der Gaumen eine stärkere medio-laterale und eine schwächere antero-posteriore Wölbung erkennen, deren erstere sich im kaudalen Abschnitt besser ausprägt als vorne.

Beschreibung des Gebisses.

Vordergebiß: Beide Wurzelstücke der Caninen zeigen einen länglich-ovalen, vorne und hinten gerundeten Umriß. Der kreisrunde auskristallisierte Pulpakanal liegt in der Zahnmitte. Die Wurzeln, die, wie am linken Eckzahn ersichtlich ist, in ihrem proximalen Teil gerunzelt sind, verlaufen in sanftem Bogen gegen die Orbitae.

Backengebiß: Sämtliche Prämolaren sind durch ± große Zahnlücken voneinander getrennt. Der einwurzelige, etwas schräg zur Schädellängsachse gestellte, ovale P^1 besitzt eine einfache stumpfkegelförmige Gestalt, mit einem vorderen und einem hinteren Längsgrat, an dem ein Sekundärhöcker angedeutet ist. Während an der konvexen Labialseite ein Cingulum fehlt, trägt die plane bis schwach konvexe Innenseite ein solches. Das Diastem beträgt 4,5 mm. Der anscheinend zweiwurzelige P^2, der vom P^1 durch eine 2,3 mm lange Lücke getrennt ist, läuft der Schädellängsachse annähernd parallel und weicht vom P^1 durch die geringere Größe und die in der Mitte befindliche Spitze ab. Innen deutet eine schwache Schmelzverdickung an der Basis ein Cingulum an. Der P^3 ist beiderseits nur in Form seiner zwei Wurzeln vorhanden. Sie lassen erkennen, daß der Zahn etwas schräg zur Sagittalachse gestanden ist. Während die Lücke zwischen P^3 und P^2 2,1 mm mißt, beträgt der entsprechende Zwischenraum zum folgenden Zahn 1,5 mm.

Der „Brechscherenzahn“ hat seinen Charakter als solchen durch die stumpfe Ausbildung der Schneiden weitgehend verloren. Sein Umriß ist annähernd dreieckig. Er wird allseits von einem Cingulum umgeben, das an der Innenseite in den knapp vor der Mitte des Zahnes gelegenen Deuterocon übergeht. Vom Protocon, dem Haupthöcker, verläuft nach vorne und hinten je eine gerundete Kante, deren letztere nach tiefem Einschnitt sich in einen waagrechten, den Tritocon bildenden Kamm fortsetzt. Dieser ist in einem stumpfen Winkel zum Protocon gestellt. Am lingualen Rand des Tritocons und am vorderen Innenrand des Protocons, knapp hinter bzw. vor dem Deuterocon läßt sich je eine deutliche Verdickung des Basalbandes feststellen. Der Zahn ist dreiwurzelig; zwei Außen- und eine schräg nach vorne gerichtete Innenwurzel. Der Schmelz weist keine Runzeln auf. Während links der M^1 direkt an den P^4 anschließt, klafft rechts ein Zwischenraum von 1,5 mm.

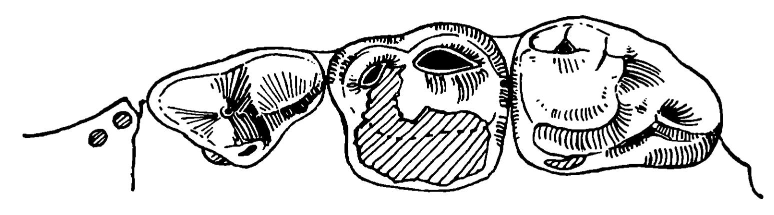


Abb. 4. *Ursavus ehrenbergi* (Brunner).
P^4—M^2 sin. Aufsicht auf die Zahnkronen. $^3/_3$ nat. Gr.

Der M^1 besitzt einen gerundet quadratischen Umriß, der nur durch den etwas vorgewölbten Paracon unterbrochen wird. Ein Cingulum ist vorne, außen und innen zu beobachten, wo es am stärksten entwickelt ist und außerdem labial vom Hypocon eine Anschwellung zeigt. Von den ursprünglich vier Höckern verdienen eigentlich nur mehr die beiden äußeren den Namen Höcker, da an Stelle der beiden inneren eine sanft S-förmig geschwungene, flach wellig verlaufende Schmelzleiste auftritt, die vorne und hinten mit dem Cingulum verschmilzt. Das kegelförmige Paracon ist kaudal durch einen Einschnitt von dem etwas länglicheren und dadurch mehr kammförmigen Metacon getrennt. Lingual scheidet eine grubige Vertiefung dasselbe von der erwähnten „Höckerleiste“. Dagegen ist zwischen Metacon und dem lingualen Zahnteil ein flacher Rücken vorhanden, der beide Elemente verbindet. Diese eigenartige Ausbildung verwischt den ursprünglichen Höckerbau, eine Erscheinung, die auch am M^2 zu beobachten ist. Das (zwischen den „Höckern“ gelegene) Zwischenfeld ist flach und ohne Runzelung.

Dagegen ist jener Teil, der zwischen der „Höckerleiste" und dem Innenrand des Basalbandes liegt, stark gewellt. Das Cingulum selbst ragt am Vorderrand sehr hoch hinauf, beginnt jedoch vorne innen nahe der Wurzel und setzt sich lingual vom vorderen Inneneck in schräger Richtung nach hinten oben fort, sich dabei allmählich verbreiternd, um am Hinterrand mit der erwähnten „Höckerleiste" zu verschmelzen. Labial geht dasselbe nach geschwungenem Verlauf in den Metacon über. Dadurch setzt sich am Kaudalrand des Zahnes das Zwischenfeld nicht vom Kronenrand ab.

Der M^2 besitzt einen etwas gestreckteren Umriß, der durch Ausbildung eines Talons entstanden ist. Der nach außen-rückwärts gewendete Rand verläuft in schwach konvexer Rundung. Innen ist die Begrenzung annähernd gerade, parallel der Schädellängsachse. Die mit annähernd 90 Grad zum Innenrand ansetzende Vorderwand ist nur schwach gerundet. Dadurch erhält der Zahn den Umriß eines allseits gerundeten, rechtwinkeligen Dreieckes, dessen nach außen gewendete Grundlinie etwas konvex ist. Auch hier ist ein, außen allerdings nur schwach entwickeltes, Cingulum erkennbar, das lingual eine erhebliche Breite erreicht. Die beiden Außenhöcker sind durch einen Kamm verbunden. Dieser Kamm findet jedoch im Metacon keinen Abschluß, sondern verläuft nach einem Knick von mehr als 90 Grad gegen den Innenrand zu, um dort noch vor Erreichen desselben abermals umzubiegen und in einer nach innen konvexen Krümmung zum Vorderende des Zahnes zu verlaufen und sich dort mit dem lingualen, vom Paracon kommenden, zu vereinigen. Das durch diesen Kamm umschriebene Feld ist selbst nur wenig tiefer gelegen und bildet eine fast ebene Fläche ohne stärkere Runzeln. An diesen dem Trigon entsprechenden Zahnteil schließt sich kaudal das Talon an, dessen Kaufläche, wie allgemein bei den Bären, etwas schräg nach außen gerichtet ist. Lingual ist noch das niedrige, kegelförmig entwickelte Hypocon erkennbar, während der labiale Teil durch ein schwach gerunzeltes Feld gebildet wird. Demgegenüber ist der vom Innencingulum gebildete Teil durchgehend schön gerunzelt.

Der Beschreibung der Oberkieferbezahnung möchte ich einige kurze Bemerkungen über den Unterkiefer anschließen, soweit dies auf Grund des vorhandenen Materials möglich ist. Als Zahnformel darf in Anbetracht des Oberkiefers wohl der vollzählige Bestand an P und M angenommen werden. Die Usur am Innenhügel des P^4 wird, wie durch Vergleich mit rezenten Bären festgestellt werden konnte, durch das Paraconid des M_1 hervorgerufen. Dagegen entsteht die Abschleifung des lingualen Teiles des M^1 vor allem durch das Meta- und Entoconid und etwaige Sekundärhöcker des unteren

Brechscherenzahnes. Immerhin kann aus der Länge des P^4 und M^1 auf jene des M_1 geschlossen werden, der demnach eine Länge von 23 mm nicht überschritten haben dürfte. Der M_2, dessen Maße auf entsprechende Weise ermittelt werden können, muß zwischen 15 und 16 mm gemessen haben. Der letzte Unterkiefermolar, dessen Größe in Korrelation mit dem Talon des M^2 steht, dürfte gerundet bis schwach verlängert gewesen sein. Das Vordergebiß wird wohl aus drei Inzisiven und einem Canin pro Kieferhälfte zusammengesetzt gewesen sein.

Vergleichender Teil.

Vergleich mit rezenten Formen.

Wenn ich hier den Vergleich mit rezenten Formen zuerst durchführe, so geschieht es bloß der Vollständigkeit des rezenten Vergleichsmaterials halber.

Bereits in der Einleitung wies ich darauf hin, daß der beschriebene Rest von J. Brunner zur Gattung *Ursus* gestellt worden war. Ausschlaggebend war dabei das Gebiß. Andrerseits betont der betreffende Autor auch gewisse Ähnlichkeiten mit *Helarctos*.

Für den im folgenden durchgeführten Vergleich wurden Schädel von Braun- und Eisbären und von Lippen- und Malayenbären herangezogen.

Gebiß: Die Caninen lassen nur mehr Querschnitt und Wurzelverlauf erkennen. Ersterer klingt durch den seitlich komprimierten Umriß stark an einen mir vorliegenden Eckzahn von *Melursus* an. Bei Braun- und Eisbären ist die Komprimierung bei weitem nicht so ausgeprägt. Noch unähnlicher sind die Eckzähne von *Helarctos*, bei dem sie außerordentlich plump und mit relativ kurzer Wurzel versehen sind.

Durch das Vorhandensein sämtlicher oberen Prämolaren erweist sich unsere Form als noch sehr primitiv. Unter den zum Vergleich herangezogenen rezenten Arten besitzt nur *Melursus* sämtliche P sup., von denen auch P^1 und P^2 einwurzelig, P^3 und P^4 zweiwurzelig sind. Während jedoch über die einfach kegelförmigen P^1—^{3} nichts weiter zu sagen ist, besitzt der P^4 einen um so größeren diagnostischen Wert. Wie erwähnt, liegt der Innenhöcker unseres Fossils vor der Zahnmitte, was ihn von sämtlichen rezenten Ursiden unterscheidet, bei welchen dieser stets hinter der Zahnmitte gelegen ist. Relativ weit vorne liegt er noch bei *Melursus* und sofern überhaupt vorhanden bei *Helarctos*, der sich jedoch durch seine sekundär enorm vergrößerten vorderen Prämolaren unterscheidet. Mag

man auch in einigen seltenen Fällen im Zweifel sein, ob der Innenhöcker vor oder hinter der Mitte gelegen ist, so fehlt allen rezenten Ursiden eine eigene Wurzel für den Innenhöcker. Beim Euböa-Bären jedoch ist eine separate Wurzel vorhanden, die schräg nach vorne und innen gerichtet ist.

Die Molaren weichen in ihren Proportionen von sämtlichen Braun- und Eisbären und vom Lippenbären ab, nähern sich aber weitgehend denen des Malayenbären, was auch J. Brunner aufgefallen war. Indessen zeigt ein näherer Vergleich, daß an eine engere Verwandtschaft (womit eine gemeinsame Abstammung nicht geleugnet sei) nicht gedacht werden kann, da sich der Malayenbär in der Ausbildung des übrigen Gebisses und des Schädels weitaus spezialisierter erweist. Diese eigenartige Mischung von primitiven (M^1 und M^2) mit spezialisierten Merkmalen tritt uns oft entgegen und zeigt, daß einzelne Organe konservativ bleiben. So ist, wie bereits angedeutet, eine starke Schnauzenverkürzung eingetreten, die zur völligen Reduktion eines P führte (Abstand vom hinteren Caninenrand zum vorderen Molarenrand: 10—15 mm). Als gemeinsame Merkmale mit dem Euböa-Bären wäre die Gaumenbreite zu nennen, die für unser Exemplar, wie für die ältesten Bären überhaupt, typisch ist[4]. Vergleicht man jedoch weiter, etwa die Lage des Foramen palatinale, Nahtverlauf usw., so sieht man wiederum Unterschiede, die einen näheren Zusammenhang beider Formen unwahrscheinlich machen.

Ein Vergleich des Schädels muß sich naturgemäß nur auf die erhaltenen Teile beschränken. So erinnert die Schnauzenöffnung teils an *Melursus*, teils an *Thalarctos*, der unter den mir vorliegenden rezenten Arten nicht nur die absolut, sondern auch die relativ größte Nasenöffnung aufweist, wogegen *Helarctos* die relativ kleinste besitzt. Die breiten Nasalia entsprechen am ehesten denen des Braunbären.

Die Lage des Foramen infraorbitale weicht von allen rezenten Bären ab; da dieses bei ihnen fast stets[5] über dem M^1 liegt, während für den Euböa-Bären die Lage über dem P^4 charakteristisch ist.

Beim Vergleich des Jochbogenansatzes ergaben sich verschiedene interessante Feststellungen, die mir wert erscheinen, festgehalten zu werden.

Vergleichen wir den Schädel eines jungen Braunbären, dessen Dauergebiß gerade im Durchbrechen ist, mit dem eines ausgewach-

[4] Da die lange Schnauze der meisten rezenten Ursiden auf die Verlängerung des Molarenabschnittes zurückgeht.

[5] Bei *Thalarctos* scheint es im allgemeinen zwischen P^4 und M^1 zu liegen.

senen Individuums, so kann unter anderem festgestellt werden, daß der Jochbogen beim jungen Exemplar ungefähr zwischen dem M^1 und dem noch in der Alveole befindlichen M^2 ansetzt, bei alten Individuen dagegen etwas weiter hinten, nämlich nur im Bereich des M^2 seinen Ursprung nimmt. Eine analoge Verschiebung zeigt das Foramen infraorbitale. Es liegt bei jugendlichen Tieren deutlich zwischen P^4 und M^1, im Alter dagegen stets über dem hinteren Teil des M^1. Auch die Foramina palat. posteriores ändern ihre Lage im gleichen Sinn. Daß derartige Verschiebungen während des Wachstums auftreten würden, war von vorneherein zu erwarten. Es erhebt sich nun die Frage, ob das Gebiß oder die Knochenteile ihre Lage verändern? Eine Entscheidung dieser Frage ist praktisch nur an einem umfangreichen Material möglich, welches alle Entwicklungsstadien umfaßt, wie es mir leider nicht zur Verfügung stand. Immerhin läßt sich folgendes feststellen: Der Abstand zwischen C und P^4 bleibt während der ganzen Entwicklung konstant (selbstverständlich nur vom Zeitpunkt ihres Erscheinens), was allerdings noch nicht als Beweis für erstere Annahme gelten kann. Andrerseits lassen sich Umgestaltungen und Verschiebungen konstatieren, die offensichtlich nicht durch bloße Verlagerung entstanden sein können. So schließen die Palato-Maxillarnähte, die bei jungen und erwachsenen Exemplaren median der Grenze zwischen P^4 und M^1 entspringen, im Laufe des Alters einen immer spitzeren Winkel ein, das heißt, die zähnetragenden Oberkieferteile verlängern sich nach rückwärts. Damit erweist sich der ganze Prozeß als eine Verlängerung des Gaumens, bedingt durch die Streckung der Molaren infolge ihrer Anpassung an eine omnivore bzw. herbivore Diät. Zeigt doch der jugendliche Schädel in äußerst charakteristischer Weise eine sackförmige Ausstülpung nach hinten, die den durchbrechenden M^2 einhüllt. Ein derartiger Vorgang muß eintreten, da die Zähne bereits ihre definitive Größe besitzen, also nicht wie der umgebende Knochen noch nachträglich wachsen können. Damit im Zusammenhang steht auch die erwähnte Verlagerung des Jochbogens nach hinten. Während er bei den Formen, welche ihre Molaren nicht verlängert haben, wie etwa der Euböa-Bär oder *Helarctos*, im Bereich des M^1 ansetzt, wölbt sich der Jochbogen beim Braunbären erst auf der Höhe des M^2 nach außen. Bei dem im Gebiß nicht so spezialisierten Eisbären setzt der Jochbogen, wie zu erwarten, zwischen M^1 und M^2 an, das heißt, er nimmt die jeweils aus mechanischen Gründen wirksamste Stellung ein.

Interessant ist dabei die weitgehende Parallele zwischen dem Verlauf der ontogenetischen mit der phylogenetischen Entwicklung, wodurch sich wieder einmal das biogenetische Grundgesetz

bestätigt. Somit läßt die Ontogenie der lebenden Formen Rückschlüsse auf die Morphologie der fossilen Formen zu.

Damit kommen wir aber gleichzeitig zu dem Ergebnis, daß zahlreiche Erscheinungen und Eigentümlichkeiten des Schädels und des Gebisses miteinander in Korrelation stehen und, was sehr wichtig ist, vielfach mechanisch bedingt sind und uns dadurch Verwandtschaftsverhältnisse vortäuschen, die nichts anderes sind als bloße Parallelentwicklungen von einer gemeinsamen Stammform aus. Soweit der Vergleich mit rezenten Formen, von dem als Ergebnis festgehalten werden muß, daß die beschriebene Art weder art- noch gattungsgemäß einer der verglichenen Formen einzureihen ist und daß die Ähnlichkeit mit *Helarctos malayanus* durch dessen zahlreiche primitiv gebliebene Merkmale—infolge Abstammung von den gleichen Ahnenformen — hervorgerufen ist und keinen Beweis für eine nähere Verwandtschaft beider bedeutet.

Vergleich mit fossilen Formen.

Wie erwähnt, kommt Brunner bereits nach flüchtiger Untersuchung des Restes zu dem Ergebnis, den Euböa-Bären weder *Indarctos* noch *Hyaenarctos* (= *Agriotherium*) einreihen zu können. In der Tat weichen die diversen *Indarctos* und *Hyaenarctos*-Arten bereits durch ihre absolute Größe stark von unserem Bären ab. Immerhin müssen wir einen Vergleich durchführen.

Frick (1926) faßte als Hemicyoninae alle jene Formen zusammen, die sich durch bestimmte Ausbildung des Gebisses (P^4 nie kürzer als M^1, ± entwickeltes Talon des M^2 usw.) und anderer morphologischer Merkmale auszeichnen (Fossa praemasseterica)[6] Dabei ist der P^4 stets durch einen vor der Zahnmitte gelegenen Innenhöcker ausgezeichnet.

Für die Unterscheidung der einzelnen Gattungen ist jedoch vornehmlich die Entwicklung des Talon des M^2 wichtig. So ist der M^2 von *Hyaenarctos* noch annähernd quadratisch und besitzt höchstens Ansätze eines Talons. Die von Frick als Untergattung *Lydekkerion* abgetrennte Art *L. palaeindicus* ist in dieser Hinsicht schon etwas fortschrittlicher gebaut. *Indarctos* geht noch weiter; er besitzt stets ein gut entwickeltes Talon, wobei jedoch der P^4 durch das große Parastyl mindestens die Länge des M^1 behält. *Ursavus* endlich, eine fast ausschließlich auf das Miozän beschränkte Gattung, weicht von *Indarctos* vor allem durch den einfachen Bau des P^4, dem ein

[6] Diese scheint mir jedoch nicht charakteristisch zu sein, da sie nicht bei allen von Frick zu den Hemicyoninae gestellten Formen auftritt (*Ursavus pawniensis, U. brevirhinus, Dinocyon* u. a.).

Parastyl fehlt, ab und zeigt bei den geologisch jüngeren Formen (*U. primaevus*) ein stärker verlängertes Talon.

Während *Indarctos* fast ausschließlich auf das Unterpliozän beschränkt ist, tritt *Ursavus* bereits im Untermiozän (Burdigal) durch *U. elmensis* (vgl. Stehlin, 1917) auf.

Für einen Vergleich kommen neben *Indarctos* und *Ursavus* noch einige echte *Ursus*-Arten in Betracht. *Hemicyon* und *Dinocyon* brauchen auf Grund ihres Schädelbaues und des Gebisses nicht weiter berücksichtigt werden. Ferner können vorerst natürlich nur die auf Oberkieferresten basierenden Arten zum Vergleich herangezogen werden. Dadurch fallen „*Ursavus intermedius*“ und der Steinheimer *Ursavus*, *U. depéreti* und *U. pawniensis* einstweilen weg. Auch von den *Indarctos*-Arten kommen nur *I. arctoides, lagrelii*, *punjabiensis*, *oregonensis* und *I. sp.* von Samos in Betracht, da (?) *I. ponticus, I. maraghanus*[7], *I. sinensis* und *I. atticus* nur auf Unterkieferresten beruhen.

Von den Vertretern der Gattung *Ursus zeigt Ursus etruscus* so große Ähnlichkeit mit dem rezenten Braunbären, daß er für einen näheren Vergleich ausscheiden muß. *Ursus böckhi* (= *pyrenaicus*) aus den mittelpliozänen Ligniten von Baroth-Köpec, der sich durch Größe, Caninen und die vorderen P an den Euböa-Bären anschließen würde, weicht von diesem durch den P^4 und dem bereits im Sinne der echten Bären verlängerten M^2 wesentlich ab. Das gleiche gilt für *Ursus ruscinensis* Dep. aus Roussillon. Der P^4 weicht vor allem durch die kaudale Stellung des Innenhöckers ab. Immerhin zeigt diese Form als Vertreter der Gattung *Ursus* die größte Ähnlichkeit mit unserem Rest. Der von Frick (1926) als *Plionarctus edensis* aus dem Pliozän von Eden beschriebene Bär, der leider nur durch einige isolierte Zähne vertreten ist, ähnelt weitgehend dem *Ursus böckhi,* dem er auch dem Alter nach ungefähr entsprechen dürfte, unterscheidet sich aber von den rezenten Bären durch den in der Zahnmitte befindlichen und mit einer getrennten Wurzel versehenen Innenhöcker. Ob letzteres auch für *Ursus böckhi* und damit die von Kretzoi (1938) vorgeschlagene Bezeichnung *Plionarctos* für diesen zutrifft, geht weder aus den Abbildungen noch aus der von Maier v. Mayerfels (1929) gegebenen Beschreibung hervor. Erweist sich *Ursus böckhi* durch das verlängerte Talon des M^2 bereits als typischer Bär, so weicht auch *Plionarctos edensis* Frick vom Euböa-Bären ab, als der P^4, selbst wenn man berücksichtigt, daß er von einem kleineren Individuum stammt (vgl. den M_2), im

[7] Diese Art scheint, soweit nach der Abbildung zu urteilen ist, *I. arctoides* sehr nahe zu stehen und kann höchstens als große Variante desselben betrachtet werden.

Verhältnis zum M^1 kleiner, das heißt spezialisierter ist. Der Innenhöcker übertrifft im übrigen den beim Euböa-Bären vorhandenen nicht unwesentlich an Größe. Der M^2 besitzt typischen Bärencharakter durch seine Proportionen (viel länger als breit).

Allerdings muß die Ähnlichkeit im Gebiß betont werden, die durch einen das Talon des M^2 von der übrigen Krone trennenden Wulst noch gesteigert wird. Dieser ist, wie oben erwähnt, charakteristisch für den Euböa-Bären und für verschiedene *Ursavus*-Arten. Vergleich mit *Indarctos*: ein Vergleich mit dem Gebiß der einzelnen *Indarctos*-Arten zeigt ebensoviel Ähnlichkeiten wie Unterschiede. Erstere beziehen sich auf den M^1 und den M^2, letztere auf den P^4. Die Größe, die bei allen *Indarctos*-Arten jene des Euböa-Bären übertrifft, darf freilich nicht als entscheidend betrachtet werden. Dagegen zeigt der P^4 stets einen oder zwei lingual vom Protocon gelegene Innenhöcker und ein kräftig entwickeltes Parastyl. Bereits auf Grund dessen kann an eine Zugehörigkeit zu *Indarctos* nicht gedacht werden. Die Ähnlichkeit hinsichtlich der Molaren bezeugt nur die gleiche Entwicklungshöhe, kann aber nicht als Zeichen unmittelbarer Verwandtschaft angesehen werden. Dabei muß noch berücksichtigt werden, daß *Indarctos* selbst von *ursavus*-artigen Formen abstammt, demnach also primitive Vertreter der Gattung naturgemäß schwer von *Ursavus* zu trennen sind. Der M^2 weist bei *Indarctos* drei Innenhöcker auf, während wir bei unsrem Fossil nur eine Leiste konstatieren konnten. Die größte Ähnlichkeit zeigt noch *Indarctos arctoides* Dep. aus dem Unterpliozän von Frankreich[8], der als primitivster Vertreter der Gattung gelten kann. Einen Vergleich mit Schädelknochen ließen nur *Indarctos sp.* aus Samos und *I. lagrelii* aus China zu. Das flache Stirnprofil und die Lage des Foramen infraorbitale stimmen wohl überein (bei *I. lagrelii* liegt die Öffnung, wohl weil es sich um ein noch im Zahnwechsel befindliches Tier handelt, noch über der Mitte des P^4), wogegen der Verlauf der Maxillo-Palatinalnaht bei *Indarctos sp.* durch den gebogenen Verlauf abweicht.

Die mit *Indarctos* bestehenden Ähnlichkeiten sind Parallelerscheinungen, die nur insofern verwandtschaftlich bedingt sind, als beide von den gleichen Ahnenformen abstammen.

Vergleich mit *Ursavus*: die hauptsächlich auf Gebißresten basierenden Arten lassen einen Vergleich mit den Schädelknochen[9] nicht zu. Das Oberkiefergebiß, dessen vordere Prämolaren, soweit be-

[8] Der von Malik und Nafiz (1933) aus Küçückçekmece als *Ursavus sp.* signalisierte M^2 ist ein *Indarctos*, der *I. arctoides* nahesteht.

[9] Das Foramen infraorbitale, welches bei *U. brevirhinus* sichtbar ist, stimmt in der Lage mit dem Euböa-Bären überein.

kannt, ebenfalls von einfach kegelförmiger Gestalt sind, erweist sich, abgesehen von der geringeren Größe, im allgemeinen primitiver als jenes von *Ursus böckhi*. Der P^4 ist ein dreihöckriger, mit ± starken Schneiden versehener Zahn, dessen Innenhöcker mit Wurzel vor der Mitte liegt. Ein Basalband ist speziell bei den geologisch jüngeren Formen gut ausgeprägt. Dadurch, daß zahlreiche Übergangsformen existieren (z. B. *Ursavus* von Oppeln, *U. intermedius* Königswald), wird eine Abgrenzung der einzelnen Arten erschwert. Auch die von Depéret und Llueca (1928) abgebildeten Zähne von *U. primaevus* aus La Grive-St. Alban zeigen eine große Variabilität, die nicht allein auf die Größe beschränkt ist. So ähnelt der von diesen Autoren abgebildete P^4 (l. c. Tf. X, Fig. 10 bis 12) weitgehend seinem Homologon beim Euböa-Bären. Der M^1 variiert in seinem Umriß vom breit-rechteckigen *(U. elmensis* Stehl.) zum schmal-rechteckigen (*U. primaevus* Gaill.). Wenn ich *U. brevirhinus* und *U. primaevus* im Gegensatz zu Stromer (1928, 1940) noch als zwei verschiedene Arten betrachte, so lediglich deshalb, weil die typischen Vertreter (*U. brevirhinus* aus den steirischen Braunkohlen (= primitiver), *U. primaevus* von La Grive-St. Alban (= spezialisierter) große Unterschiede aufweisen, andrerseits durchaus nicht sicher ist, ob diese beiden Formen voneinander abgeleitet werden können und ihre Vereinigung deshalb gerechtfertigt ist. Charakteristisch ist, abgesehen von den in der Regel besser entwickelten Außenhöckern des M^1, eine stets vorhandene Verdickung des Cingulums am lingualen Zahnrand, die entweder in der Mitte oder gegen das Hinterende zu gelegen ist und sich bei *Ursus böckhi* wiederfindet. In diesen Belangen weist der Euböa-Bär sowohl Anklänge an *U. brevirhinus* (quadratischer Umriß des M^1, Verdickung des Cingulums) als auch an *U. primaevus* (linguale Höckerleiste) auf. Der M^2, dessen Umriß bei den einzelnen Arten durch die verschiedene Ausbildung des Talons etwas variiert, zeigt stets eine länglich gestreckte Gestalt, ohne jedoch die von *Ursus böckhi* und evoluierteren Formen bekannten Maße zu erreichen. Auch hier treten, wie am M^1, die Höcker der Außenseite stärker in Erscheinung. Charakteristisch ist das labial besonders betonte Cingulum, zwischen dem und der lingualen „Höckerreihe" der Schmelz sehr stark gerunzelt ist. Als besonderes Kennzeichen kann die nach labial umschwenkende, innere „Höckerreihe" gelten, die, wie bereits erwähnt, in entsprechender Ausbildung bei *Plionarctos edensis* auftritt.

Somit zeigt der Vergleich, daß der Bär von Euböa vollkommen in die Variationsbreite der Gattung *Ursavus*, sowohl der Größe als auch dem Gebiß nach, fällt. Auch das zeitliche Auftreten spricht

nicht dagegen, da *Ursavus* durch *U. depéreti* auch im Unterpliozän (Melchingen und Luzinay) nachgewiesen ist. Allerdings erlebt die Gattung im Miozän bereits ihre Blüte.

Daher muß es an Stelle von *Ursus ehrenbergi* Brunner jetzt *Ursavus ehrenbergi* (Brunner) lauten. Die durch Größe und andere Merkmale an *Indarctos* erinnernden Züge sind meines Erachtens bloß durch das geologische Alter bedingt, da *Indarctos* ebenfalls von *Ursavus*-Arten seinen Ursprung genommen hat. Sie müssen, da daneben wesentliche Differenzen vorhanden sind, als Parallelerscheinungen gewertet werden.

Nachdem nun die Gattungszugehörigkeit festgelegt ist, bleibt nur noch zu erörtern übrig, ob der Rest nicht schon einer bekannten Art zugeteilt werden muß. *U. elmensis* kann seiner geringen Größe und seines primitiven Gebisses wegen nicht in Betracht kommen. Auch *U. brevirhinus* weicht durch zahlreiche Merkmale ab. *U. primaevus,* der unserem Rest in den Dimensionen und dem geologischen Alter schon näherkommt, muß auf Grund des Molarenbaues ebenfalls ausscheiden. Seine schon betonte Flachhöckrigkeit unterscheidet den Euböa-Bären von allen bisher bekannten Arten und rechtfertigt zusammen mit anderen Unterschieden seine artliche Abtrennung vollkommen. Bevor ich jedoch die Diagnose gebe, muß die immerhin bestehende Möglichkeit untersucht werden, ob der Rest nicht doch zu einer bloß auf Unterkieferresten basierenden Art zu rechnen ist. Dafür kommt nur *U. depéreti* in Frage, da die übrigen sämtlich beträchtlich unter den erforderlichen Dimensionen bleiben. Wie oben geschlossen (S. 235) wurde, müßte der M_1 eine ungefähre Länge von 23 mm, der M_2 eine solche von 15—16 mm aufweisen. Damit würden die von Schlosser (1902) für *U. depéreti* gegebenen Maße weitgehend übereinstimmen, da er für den M_1 23,5 mm, für den M_2 16,8 mm angibt. Darf man nun beide Formen bloß auf Grund dieser Übereinstimmung zu einer Art vereinigen? Dies einfach abzulehnen, erscheint mir ebensowenig gerechtfertigt wie eine Vereinigung. Immerhin weicht *U. depéreti* durch die relativ breiten Molaren von den übrigen Arten etwas ab. Zu einer spezifischen Zusammengehörigkeit scheint mir dies jedoch nicht zu genügen. Außerdem dünkt mir in diesem Fall, wo die Art bereits aufgestellt wurde, diese einstweilen abgetrennt zu lassen, da mir der geringere Fehler in der Abtrennung einer Art als in Vereinigung zweier nicht zusammengehöriger Formen zu liegen scheint.

Aus diesem Grunde sehe ich die Aufstellung der neuen Art als vollkommen begründet an. Der Holotypus ist das derzeit im Paläontologischen und Paläobiologischen Institut der Universität Wien befindliche Schädelfragment, der einzige Rest der Art. Die

Diagnose lautet: Urside von der Größe eines geringen Wolfes, mit der Gebißformel $\frac{3\ 1\ 4\ 2}{3\ 1\ 4\ 3}$; breiter, kaum gewölbter Gaumen mit spitz zulaufenden Maxillo-Palatinalnähten. Foramen infraorbitale über dem Hinterrand des P^4, Schnauze kurz, Jochbogen über dem M^1 weit ausladend. Caninen sup. von elliptischem Querschnitt, dreihöckriger P^4 mit kleinem, vor der Zahnmitte gelegenem, mit eigener Wurzel versehenem Innenhöcker. Quadratischer M^1 mit flachen Höckern. M^2 mit lingualer nach außen umbiegender „Höckerleiste".

Differentialdiagnose: Art der Gattung *Ursavus* von geringer Wolfsgröße. P^4 mit stumpfen Kanten, kürzer als der M^1. Dieser von quadratischem Umriß und wie M^2 mit flachen Höckern. M^2 mit wenig verlängertem Talon und bogenförmig nach außen umbiegender lingualer „Höckerleiste" des Trigons.

Fundort: Tal des Almyropotamus auf Euböa (Griechenland).

Alter: Unterpliozän (Pont).

Bemerkungen über Phylogenie und Systematik der Ursiden.

Es gibt kaum eine Säugetierfamilie, der eine derartig wechselnde Beurteilung in systematischer und phylogenetischer Hinsicht durch die einzelnen Autoren zuteil geworden ist. Bieten doch schon die rezenten Arten durch ihre Formenmannigfaltigkeit dem Systematiker — wie jede in Blüte befindliche Gruppe — große Schwierigkeiten, so ist es daher nicht verwunderlich, wenn die Stellung der fossilen Formen und die Stammesgeschichte überhaupt von seiten der Paläontologen noch keine befriedigende Lösung erfuhr. Eine derartige kann und soll auch hier nicht gegeben werden.

Bestehen doch schon über Herkunft bzw. genetischen Zusammenhang der ältesten Formen zwei einander völlig entgegengesetzte Ansichten. So wurde einerseits die Gattung *Ursavus* als Ahnenform der heutigen Bären gewertet (vgl. Schlosser 1899), andrerseits, wie durch Frick (1926) und jüngst wieder durch Kretzoi (1938), als eigener Zweig der Caniden angesehen, der keinerlei nähere Beziehungen zu den heutigen Bären aufweisen soll.

Da nun *Ursavus*-Arten fast nur aus dem Miozän bekannt geworden sind, echte Bären aber erst im Mittelpliozän (Roussillon und Baroth Köpec) auftreten, war der Fund des Euböa-Bären von doppeltem Interesse. Wenngleich er als Vertreter der Gattung *Ursavus* zu betrachten ist, bleibt die Frage nach der Herkunft der Bären noch immer ungelöst. Immerhin konnte ich bereits beim Vergleich mit *Ursus böckhi* und *Plionarctos edensis* auf gewisse Übereinstimmungen im Zahnbau des Oberkiefers hinweisen, auf

Grund derer ich die Frage nach der Abstammung der heutigen Bären kurz streifen möchte.

Welcher Art sind nun eigentlich die Unterschiede, die einer Ableitung von *Ursavus* her im Wege stehen? Im Oberkiefergebiß ist es vor allem die Lage des Deuterocons, der außerdem eine separate Wurzel besitzt. Bereits R o d e (1935, p. 139) bemerkt deshalb, daß zwischen *Ursavus* und *Ursus* in dieser Hinsicht derzeit jedes Bindeglied fehlt. Im Unterkiefer ist es vor allem der M_1, der gegen einen genetischen Zusammenhang sprechen soll (vgl. K r e t z o i 1938, p. 135). In der Tat bestehen im Bau des unteren „Reißzahnes" proportionelle und zum Teil auch morphologische Unterschiede (Größe des Metaconid, Ausbildung des Talonid und seiner Randhöcker), die zumindest eine Ableitung der jüngern Bären von den heute bekannten *Ursavus*-Arten n i c h t zulassen. Immerhin aber müssen die Vorfahren der echten Bären den *Ursavus*-Arten recht ähnlich gestaltet gewesen sein. Was die Oberkieferbezahnung anbetrifft, so würde neben *Ursus böckhi* vor allem *Plionarctos edensis* zwischen *Ursavus* und *Ursus* vermitteln, ja *Plionarctos* viel eher in die Verwandtschaft von *Ursavus* als zu den echten Bären gehören.

Wenn F r i c k (1926) Formen wie *Ursavus*, *Indarctos*, *Hyaenarctos* und andere zu seiner Unterfamilie der Hemicyoninae und damit zu den Caniden stellt und dadurch jeden Zusammenhang mit den Ursiden ablehnt, so kann diesem Vorgehen meines Erachtens vom phylogenetischen Standpunkt aus nicht zugestimmt werden, da sämtliche Glieder dieser Unterfamilie bloß ein bestimmtes Entwicklungsstadium repräsentieren, nicht aber phylogenetisch enger verbunden sind. So dürfte *Ursavus ehrenbergi* auf Grund des Verhältnisses von $P^4 : M^1$ nach F r i c k nicht zur Gattung *Ursavus* und damit nicht zur Unterfamilie der Hemicyoninae gerechnet werden. In dieser Hinsicht ist die alte Einteilung S c h l o s s e r s (in Z i t t e l s Grundzügen der Paläontologie, 1923, p. 469) weitaus besser, derzufolge *Hemicyon* und *Dinocyon* zu den Caniden, *Ursavus*, *Indarctos* und *Hyaenarctos* zu den Ursiden gezählt werden. Wenn auch keine der bisher bekannten Formen als direkte Ahnenform der heutigen Bären in Anspruch genommen werden darf, so zeigen sie uns deutlich, daß die Stammformen canidenartig beschaffen gewesen sein mußten, und daß die Grenzen, die wir zwischen den einzelnen systematischen Kategorien ziehen, je genauer und lückenloser unsre Kenntnisse werden, bloß vom Feingefühl des einzelnen Bearbeiters abhängen. Die Systematik hat nicht nur zusammenzufassen, sondern auch zu trennen. Diesem Zweck dient bekanntermaßen der Gattungsbegriff, der nicht nur untereinander ähnliche Formen (Arten) vereinen soll, sondern auch auf

die tatsächlichen Abstammungsverhältnisse Rücksicht zu nehmen hat. Demnach muß z. B. auch der Malayenbär als *Helarctos* von *Ursus* abgetrennt werden, darf jedoch nicht, wie es durch Pilgrim (1931), Depéret (1929) und andere geschehen ist, mit *Ursus böckhi* zu einer Gattung bzw. Untergattung vereint werden.

Wir haben uns gerade bei den Ursiden die Entwicklung in Form eines Strauches vorzustellen (vgl. auch K. Ehrenberg 1929), deren einzelne Zweige sich an bestimmten Stellen rasch und stark verzweigen, um dann wieder für längere Zeit parallel weiterzu„wachsen“.

Was nun die phylogenetische Stellung unsres Bären betrifft, so handelt es sich um einen späten Vertreter der Gattung *Ursavus*, ähnlich dem *Ursavus depéreti*, und der, wie gewisse Merkmale lehren, der Abzweigung von *Indarctos* nahegestanden haben mußte und entsprechend seines geologischen Alters bereits bemerkenswerte Übereinstimmungen mit modernen Bären (im Gebiß) zeigt.

Durch Bewahrung primitiver Züge, vor allem des Gebisses, ähnelt ihm *Helarctos malayanus* Raffl., zu dem er jedoch keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen aufweist als zu den übrigen rezenten Bären.

Paläobiologisches.

Wenn ich nun hier am Schlusse einige Bemerkungen biologischer Natur an meine obigen Ausführungen knüpfe, so geschieht dies aus einem besonderen Grunde. Erstens erscheint mir das Vorkommen der Gattung *Ursavus* im Pont Griechenlands bereits ökologisch bemerkenswert, zweitens bietet das Gebiß mancherlei Besonderheiten.

Das Vorkommen im Unterpliozän gewinnt um so mehr an Interesse, als es sich um einen weiteren Fund von *Ursavus* im Pont handelt (*Ursavus* von Küçückçekmece = *Indarctos*, vgl. Fußnote 8). Ferner ist sein Auftreten von Bedeutung, da es sich hiebei um einen Lebensraum handelt, der meist mit der Steppe verglichen wird. Wenn wir uns auch das damalige Europa nicht als einen gänzlich mit Steppen bedeckten Kontinent vorzustellen haben (vgl. Eppelsheim, Vösendorf und andere Fundorte), so ist es doch auffallend, zumal wir die miozänen *Ursavus*-Arten, wie es auch nicht anders von Waldbewohnern zu erwarten ist, fast stets in Schichten finden, die durch ihren petrographischen und faunistischen Charakter deutlich den Stempel einer Sumpfwaldlandschaft tragen (vgl. das Vorkommen in den steirischen Braunkohlen, im Vogelsberg bei Elm, in der Braunkohle von Käpfnach, in Engelswies usw.).

Gleichzeitig damit taucht auch das Problem auf, weshalb wohl

die Bären den äthiopischen Kontinent nie besiedelt haben (Nordafrika gehört noch zur paläarktischen Region), und gleichzeitig damit auch die Frage, ob das Vorkommen in einem den heutigen Bären nicht zusagenden Biotop uns berechtigt, *Ursavus* allein auf Grund dessen aus der Ahnenschaft der echten Bären zu streichen. Darüber lassen sich derzeit nur Mutmaßungen anstellen.

Was die Abkauung und Ausbildung des Gebisses überhaupt anlangt, so ist dazu zu sagen, daß die bei den einzelnen Tieren ausgebildeten Formen in der Regel nur einen Kompromiß zwischen dem vorhandenen Material und der zweckmäßigsten Form darstellt, eine Erscheinung, die sich bei den Bären wohl nirgends deutlicher zeigt, als bei den an Pflanzennahrung „angepaßten" Höhlenbären. Ein derartiger Versuch, ein Raubtiergebiß in ein ausschließlich auf Pflanzennahrung abgestimmtes umzugestalten, mußte von vorneherein schon als fehlgeschlagen betrachtet werden.

Ähnlich ist es mit dem Euböa-Bären. Der dünne Schmelz und das fast gänzliche Fehlen einer Runzelung und Fältelung desselben, schien der Abkauung wenig Widerstand geleistet zu haben. Die geringe Abkauung des M^2 scheint anzudeuten, daß das Gebiß mehr quetschend arbeitete, d. h. bereits weitgehend den heutigen Bären entsprochen haben mußte. Ob die schwache Reliefbildung in Zusammenhang mit einer besonderen Ernährung (Anpassung an bestimmte pflanzliche Nahrung,? Früchte) steht, muß dahingestellt bleiben.

Zusammenfassung.

Es wird der von J. Brunner (1941, 1942) in einer vorläufigen Mitteilung bekanntgemachte Bärenrest aus dem Unterpliozän von Euböa (Griechenland) beschrieben und nach Vergleich mit rezenten und fossilen Formen der Gattung *Ursavus* eingereiht, wobei auf die Mischcharaktere hingewiesen wird (P^4 typisch ursavoid, M^1 und M^2 in mancher Hinsicht indarctoid). Seine phylogenetische Stellung wird kurz erörtert, sowie auf die Bedeutung seines Vorkommens in der pontischen Steppenfauna Griechenlands, und für stammesgeschichtliche Fragen überhaupt, hingewiesen.

Er ist ein spezialisierter Angehöriger der Gattung *Ursavus* und kommt dadurch dem phylogenetisch jüngeren *Indarctos*, der übrigens auch auf derartige Stammformen zurückgeht, in einigen Zügen nahe. Gewisse Ähnlichkeiten im Zahnbau mit jungpliozänen Bären (*Plionarctos edensis* und *Ursus böckhi*) sind nicht zu verkennen, wenngleich weder *Ursavus ehrenbergi* noch andre bisher bekannte Arten dieser Gattung als direkte Stammformen der heutigen Bären angesehen werden können.

Tabelle 1.

I. Schädelmaße:

Schnauzenbreite (mit Caninen)	66,5 mm
„ (ohne „)	40,7
„ (in der Gegend des P^3)	66,7
Schnauzenhöhe über dem P^3	53,8
Gaumenlänge (kaud. Rand der For. inc.—Hinterrand des M^2) .	88,8
Gaumenbreite (zwischen den M^2)	49,6
Abstand der For. pal. post. voneinander (Mitte der Öffnung gemessen)	32,8
Höhe der Mitte der For. infraorb. über dem Kieferrand	25,1
Breite der Apertura piriformis (innen gemessen) .	41,0
Höhe „ „ „ „ „ ca.	32,0
Oberkieferbreite (bei M^2)	78,1
Jochbogendicke (ant. post. Durchmesser des Ansatzes) .	35,0

II. Gebißmaße:

	P^1	P^3	P^4	M^1	M^2	C (ht)—M^2 (ht)	P^4—M^2
	Millimeter						
Länge	6,3	5,0	14,5	16,5	19,5	73,5	49,2
Breite	4,2	—	9,4	14,8	14,3	—	—
Höhe .	4,3	—	7,9	—	—	—	—

Tabelle 2.*)

P^4 : M^1 : M^2	Art	Autor, aus dem die Maße entnommen sind
20,0 : 18,3 : 13,8	*Hemicyon barstowensis* .	Frick 1926
20,0 : 18,5 : 17,2	*Hyaenarctos sivalensis* . . .	„
20,0 : 18,6 : 17,3	*H. (Lydekkerion) palaeindicus*	„ „
20,0 : 19,3 : 20,0	*Indarctos punjabiensis*	„ „
20,0 : 20,0 : 22,0	*I. arctoides*	Helbing 1932
20,0 : 20,0 : 23,1	*I. lagrelii* .	Zdansky 1924
20,0 : 20,0 : 23,1	*I. sp.* von Samos	Helbing 1932
20,0 : 20,0 : 19,0	*Ursavus brevirhinus* (Voitsberg) .	Hofmann 1892
20,0 : 20,0 : 19,5	„ „ (Kieferstädtl)	Wegner 1913
20,0 : 20,0 : 21,5	*U. primaevus* (Oppeln) .	„ „
20,0 : 20,0 : 25,4	„ „ (La Grive)	Gaillard 1899
20,0 : 22,0 : 26,5	*U. ehrenbergi* . .	eigene Messung
20,0 : 29,0 : 35,0	*Helarctos malayanus*	„ „
20,0 : 31,0 : 38,7	*Plionarctos edensis*. .	Frick 1926 (komb.)
20,0 : 34,0 : 44,0	*Ursus böckhi*	Maier v. Mayerfels 1929
20,0 : 29,0 : 44,0	„ *etruscus* . .	Ristori 1897
20,0 : 30,0 : 48,4	„ *arctos* .	eigene Messung

*) Bezogen auf gleiche Länge des P^4.

Literaturverzeichnis.

Brunner, J., Ein Bärenrest aus dem Unterpliozän von Euböa. Sitz. Anz. Akad. Wiss. m.-nw. Kl. Nr. 3. Wien 1941.

— Eine neue Bärenart aus der Spättertiärfauna Griechenlands. Kosmos, Jg. 39, H. 2, S. 42. Stuttgart 1942.

Dames, W., Über das Vorkommen von *Hyaenarctos* in den Pliozänablagerungen von Pikermi. Sitz. ber. Ges. nat. forsch. Freunde. Berlin 1883.

Depéret, Ch. u. Llueca, G., Sur *l'Indarctos arctoides* et la phylogenie des ursidés. Bull. Soc. Geol. France (4) 28, S. 149. 1928.

Dietrich, W. O., Bemerkungen zur Gattung *Ursavus* und zu Steinheimer Raubtieren. Centralbl. f. Mineral., S. 332. 1927.

Ehrenberg, K., Gedanken zur Stammesgeschichte der Bären im Plistozän. Paläont. Zeitschr. 11, H. 1, S. 68. 1929.

Frick, Ch., The Hemicyoninae and an American Tertiary bear. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 56, Art. 1. New York 1926.

Gaillard, Cl., Mammifères miocènes nouveaux ou peu connu de La Grive-St. Alban (Isère). Arch. Mus. Hist. nat. 7. Lyon 1899.

Gidley, J. W., Observations on the Miocene species *Ursus primaevus* Gaill. Journal of Mammalogy 4, S. 240. 1923.

Hamit, Nafiz u. Ahmet Malik, Vertébrés fossiles de Küçückçekmece. Public. Inst. Geol. Univ. Istanbul. 8, Bull. Fasc. Sci. 3 u. 4. Istanbul 1933.

Hauck, E., Altersbestimmung nach dem Grade der Verwachsung der Nähte der Kopfknochen beim Hunde. Unsere Hunde, H. 12. 1934.

Helbing, H., Carnivoren aus der miozänen Molasse der Schweiz. Eclog. geol. Helvet. 21. Basel 1928.

— Über einen *Indarctos*-Schädel aus dem Pontien der Insel Samos. Abhandl. Schweiz. Paläontolog. Ges. 52. 1932.

Hofmann, A., Über einige Säugetierreste aus den Braunkohlen von Voitsberg und Steieregg bei Wies (Steiermark). Jahrb. Geol. Reichsanst. 37. Wien 1887.

— Beiträge zur miozänen Säugetierfauna der Steiermark. Jahrb. Geol. Reichsanst. 42. Wien 1892.

Koenigswald, R. v., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Ursavus* in Schwaben. Centralbl. f. Mineral., S. 16. 1925.

Koken, E., Die miozänen Säugethierreste von Kieferstädtl in O-Schlesien, und über *Hyaenarctos minutus* Schlosser. Sitzber. Ges. natforsch. Freunde, S. 44. Berlin 1888.

Kormos, Th., Über Resultate meiner Ausgrabungen im Jahre 1913. Jahrber. kgl. ungar. Geol. Reichsanst. f. 1913. Budapest 1914.

Kretzoi, M., Die Raubtiere von Gombaszög. Annal. Musei Nat. Hungar. 31. Budapest 1938.

Maier v. Mayerfels, St., Zur Stammesgeschichte der europäischen Bären. Neues Jahrb. Beilage Bd. 62. 1929.

Matthew, W. D., Critical observations upon Siwalik Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 56, Art. 7. 1929.

Mecquenem, R. de, Contribution à l'étude fossiles de Maragha. Annal. de Paléontologie 13. Paris 1924.

Pilgrim, G. E., Further description of *Indarctos salmontanus*. Rec. Geol. Survey India 44. Calcutta 1914.

— Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe. Brit. Mus. Nat. Hist. London 1931.

ode, K., Untersuchungen über das Gebiß der Bären. Monogr. z. Geol. u. Paläontol. (II), 7. Leipzig 1935.
chlosser, M., Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna aus den süddeutschen Bohnerzen. Geol. u. Paläontolog. Abhandl. 9, n. F. 11. Jena 1902
Bären und bärenähnliche Formen aus dem europäischen Tertiär. Paläontographica 46. 1899.
Ursus oder *Ursavus* oder *Hyaenarctos*. Centralbl. f. Mineral., S. 261. 1900.
Säugetiere in: Zittel, K. A,. Grundzüge der Paläontologie. 4. Aufl. 1923.
tehlin, H. G., Miozäne Säugetierreste aus der Gegend von Elm (Prov. Hessen). Verhandl. natforsch. Ges. Basel 28. 1917.
tromer, E., Wirbeltiere im obermiozänen Flinz Münchens. Abh. Bayr. Akad. Wiss. m.-nw. Kl. 32, Abh. 1. München 1928.
Die jungtertiäre Fauna des Flinzes und des Schweißsandes von München. Nachträge und Berichtigungen. Abhandl. Bayr. Akad. Wiss. m.-nw. Kl. N. F. H. 48. 1940.
egner, R., Tertiär und umgelagerte Kreide bei Oppeln (Oberschlesien). Paläontographica 60. 1913.
eithofer, A., Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Pikermi bei Athen. Beitr. Geol. u. Paläontol. Österr.-Ungarns 6. Wien 1888.
dansky, O., Jungtertiäre Carnivoren Chinas. Paläontolog. Sinica C, II, 1. Peking 1924.
